

## CONTRIBUTION

A

# l'Etude de l'embryogénèse des Tuniciers

(*ARCHIASCIDIA NEAPOLITANA* JULIN)

PAR

PAUL BRIEN

(Laboratoire de Biologie animale. Faculté des Sciences. Université libre de Bruxelles.)

## INTRODUCTION

En décrivant la nouvelle Ascidie *Archiascidia neapolitana*, qu'il venait de découvrir, Charles JULIN accordait à ce genre une signification phylogénétique primordiale, que le nom même d'*Archiascidia* exprimait. L'auteur la considérait, en effet, comme une forme intermédiaire entre la *Protoascidia* hypothétique et la *Clavelina* de laquelle dériveraient ensuite toutes les autres Ascidies. C'est-à-dire donc que, dans la conception de JULIN, l'*Archiascidia* représenterait l'Ascidie actuellement vivante la plus primitive.

Cependant, parmi les faits sur lesquels cette théorie s'étaie, il en est un qui s'oppose en réalité aux déductions de JULIN et rend celles-ci extrêmement douteuses, c'est l'origine même de l'épicarde de l'*Archiascidia* — que JULIN appelle la *vésicule abdominale*. En effet, après avoir déclaré d'abord que l'*Archiascidia* est une forme très voisine de *Clavelina*, mais qu'elle est, d'autre part, plus primitive, JULIN signale que l'épicarde d'*Archiascidia* est d'origine ectodermique. Or, chez les Clavelines, et tous les Tuniciers à épicarde qui peuvent être considérés comme issus phylogénétiquement des Clavelines, à savoir les *Aplousobranchiata* d'une part, les *Cionidae*, les *Diazonidae*



d'autre part, l'épicaide est toujours une formation endodermique. Il est donc assez paradoxal que la plus primitive des Ascidies, intermédiaire entre *Protoascidia* et *Clavelina*, ait un organe analogue ectodermique. J'ai essayé de vérifier les déclarations de JULIN et de m'assurer soit de l'homologie, soit de la simple analogie qui pût exister entre la vésicule abdominale de l'*Archiascidia* et celle des *Clavelinidae* et des autres Tuniciers à épicaide.

Dans une note précédente (2), j'ai signalé à propos de la régénération d'*Archiascidia neapolitana* combien étaient grandes les similitudes entre la vésicule abdominale d'*Archiascidia* et l'épicaide de *Clavelina*, et j'en ai conclu à l'identité de ces deux organes. Non seulement ils ont chacun, dans ces deux genres, une structure, une disposition et une fonction identiques, mais de plus ils présentent les mêmes potentialités régénératrices.

Dans des recherches précédentes, j'ai déjà insisté sur le fait que les modalités de régénération, naturelle ou artificielle, chez les Tuniciers, avaient une certaine signification phylogénétique. Elles peuvent caractériser un groupe donné, d'abord par la nature du ou des tissus aux dépens desquels la régénération se réalise et ensuite par les processus organogénétiques mêmes selon lesquels elle se poursuit.

Or, la régénération thoracique d'un tronçon œsophagien d'*Archiascidia* est assurée par la vésicule abdominale, comme l'est par l'épicaide celle d'un fragment œsophagien de *Clavelina*. De plus, l'organogénèse est exactement la même chez *Archiascidia* et *Clavelina*.

J'en avais déduit que la vésicule abdominale de l'*Archiascidia* était bien un épicaide identique à celui de *Clavelina* ou d'un *Aplousobranchiata* quelconque.

Cependant, il restait à l'encontre de mes conclusions la description minutieuse qu'a laissée JULIN du développement de la vésicule abdominale d'*Archiascidia*, aux dépens des cavités péribranchiales. C'est cette embryogénèse que j'ai voulu reprendre dans le présent travail et je crois pouvoir confirmer ma première opinion, à savoir l'origine endodermique de la vésicule abdominale de l'*Archiascidia* et son caractère d'épicaide vrai.



A. — Position phylogénétique d'*Archiascidia* et développement embryonnaire de la vésicule abdominale selon Ch. JULIN (5).

L'*Archiascidia* se rapproche étroitement des *Clavelines*.

1. L'*Archiascidia* adulte présente dans son organisation les analogies les plus frappantes avec un jeune oozoïde. (Nous verrons à la fin de ce travail que les analogies sont d'autant plus grandes que l'oozoïde d'*Archiascidia*, lui-même, est plus jeune).

2. Le tronc d'*Archiascidia*, comme celui de *Clavelina*, est divisé en 2 segments, le thorax et l'abdomen (il serait plus exact de dire que le tronc d'*Archiascidia* présente 3 segments : le thorax, l'abdomen et le postabdomen comme les *Clavelines* et les *Aplousobranchiata* en général (1)).

3. Dans les deux genres le test est mince et transparent.

4. Dans l'un et l'autre genre on retrouve des faisceaux musculaires longitudinaux disposés symétriquement par rapport au plan médiosagittal. Ces muscles étalés sur les deux flancs du thorax se prolongent dans l'abdomen où ils viennent s'insérer à l'extrémité postérieure de l'abdomen " au niveau d'une plaque épaissie subtunicala ".

5. Malgré l'allongement extraordinaire de la région œsophagienne ou préstomacale d'*Archiascidia*, l'abdomen offre une structure essentiellement comparable à celle de l'abdomen de *Clavelina*.

6. Il en est de même du thorax et, tout particulièrement, de l'entonnoir vibratile, de la glande hypophysaire et du système nerveux qui rappellent ce que l'on connaît de ces organes chez la *Claveline*.

Cependant, *Archiascidia* serait plus primitive que *Clavelina*. C'est que JULIN (5) considère que les Tuniciers dérivent d'un type hypothétique, la *Protoascidia*, caractérisée par la présence de deux paires de fentes branchiales indivisées, stade qui se trouve réalisé " pendant une longue phase de l'ontogénèse : *Phallusia mammilata* CUV., *Ascidia mentula* O. F. M., *Ciona intestinalis* L., *Clavelina Rissoana* M. EDV., *Clavelina lepadiformis* O. F. M., *Perophora Listeri* WIEG., *Distaplia magnilarva* D. VALLE, *D. Rosea* D. VALLE ". (JULIN, 5).

C'est au cours du développement embryonnaire que les deux paires de fentes branchiales commencent à se transformer en deux paires de rangées antérieures et postérieures, de stigmata branchiaux.

Il en est de même chez *Clavelina*. Toutefois, tandis que chez l'*Archiascidia*, ces deux rangées transversales de stigmata branchiaux deviennent les deux rangées définitives, chez *Clavelina* elles ne devien-



nent que les deux rangées transversales primitives (p. 515) (5).

"...Dans la suite de l'ontogénèse, il se produit chez les *Clavelina* des processus qui ne s'accomplissent jamais chez *Archiascidia*. Je veux parler de la complication de la branchie par formation de nombreuses rangées transversales définitives de stigmates aux dépens de deux rangées primitives du jeune oozoïde, par formation de sinus transversaux nombreux ", p. 518 (5).

C'est-à-dire donc " que par la constitution de sa branchie, *Archiascidia* est non seulement une forme plus primitive que *Clavelina*, mais encore une forme intermédiaire entre *Protoascidia* et *Clavelina* ", p. 518 (5).

\* \* \*

Malgré les analogies étroites entre *Archiascidia* et *Clavelina*, malgré la situation phylogénétique plus ancestrale d'*Archiascidia* par rapport à *Clavelina*, JULIN déclare que l'épicarde d'*Archiascidia* n'est pas homologue à celui des Clavelines.

" Tandis que l'épicarde de Claveline est le produit du fusionnement des extrémités postérieures de deux diverticules latéraux et symétriques, procédant du fond du sac branchial (endodermique) au voisinage de l'entrée de l'œsophage, la cloison abdominale de *Archiascidia* est le produit du fusionnement des extrémités postérieures des deux diverticules latéraux et symétriques des cavités péribranchiales (ectodermiques) de l'embryon.

" Cet organe, en dépit de la similitude de sa situation par rapport aux autres organes de l'abdomen chez l'adulte, n'a donc nullement la même valeur morphologique ", p. 518 (5).

L'argumentation de l'auteur est tirée uniquement d'études embryologiques. Dans l'*Archiascidia* adulte, en effet, la cloison ou vésicule abdominale a la même structure, la même fonction, la même disposition anatomique que celle de *Clavelina*, à une seule particularité près, que la vésicule abdominale ne s'ouvre pas dans le pharynx. Cette particularité ne pourrait, à elle seule, mettre en doute son homologie avec l'épicarde des *Aplousobranchiata* puisque l'on sait que l'épicarde des *Polyclinidae* ne s'ouvre plus dans le pharynx adulte.

C'est à JULIN que nous devons tout ce que nous connaissons de l'embryogénèse d'*Archiascidia*. Cet auteur semble avoir disposé d'un matériel abondant et il a pu grouper ses observations de façon à caractériser 6 stades embryonnaires.

Malheureusement, aucune figure n'accompagne les descriptions,



ce qui rend particulièrement embarrassante l'étude critique des données de JULIN.

C'est pourquoi, je crois utile de résumer les observations de JULIN, puisqu'il me sera difficile de les analyser.

La vésicule abdominale de l'*Archiascidia* étant le caractère le plus essentiellement original de ce genre, la formation de la vésicule sera l'objectif principal de la description de chacun des six stades embryonnaires envisagés par JULIN (5).

#### 1<sup>er</sup> STADE.

L'embryon n'a pas de stigmates branchiaux, mais le tronc présente déjà un thorax antérieur et un abdomen postérieur bien distincts. Dans l'abdomen se trouve l'anse digestive courte dont " la branche droite procède, un peu à droite du plan médian de l'extrémité postérieure de la paroi dorsale du pharynx en un point qui représente le futur entonnoir œsophagien ".

L'organe cardiopéricardique n'est encore représenté que par deux vésicules creuses symétriques par rapport au plan médiosagittal. JULIN n'en précise pas l'origine.

S'il n'y a pas de stigmates, les deux cavités péribranchiales sont déjà présentes, elles sont d'origine ectodermique, tubulaires et symétriques, leur grand axe perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur du pharynx.

#### 2<sup>e</sup> STADE.

Ce stade ne diffère du précédent que par l'allongement de l'anse digestive et l'accroissement très particulier des cavités péribranchiales. Celles-ci, en effet, s'allongent vers la région ventrale du pharynx, formant ainsi de chaque côté de celui-ci " un court diverticule, pareil à une gouttière étroite, peu profonde, qui s'insinue entre l'épiderme et la partie dorsale de la zone postérieure de la paroi latérale correspondante du pharynx ".

#### 3<sup>e</sup> STADE.

Ce stade diffère essentiellement du précédent par l'existence de deux paires de fentes branchiales qui s'allongent dorsoventralement. Les diverticules de la paroi postérieure des cavités péribranchiales se sont approfondies en " gouttières péribranchiales " ; chacune d'elles " siège actuellement au niveau de la limite postérieure de la paroi latérale correspondante du pharynx ".



## 4° STADE.

L'embryon présente deux paires de rangées de deux stigmates chacune. La fente primitive (protostigma) s'étant subdivisée selon un processus que JULIN a décrit chez les Clavelines (4).

L'organe cardiopéricardique est encore double. Les gouttières péribranchiales se sont allongées au delà de la paroi postérieure du pharynx, dans l'abdomen, et sous la forme d'un cul-de-sac.

Ces deux "culs-de-sac abdominaux" sont accolés par leur extrémité aveugle dans le plan médian et sous le pharynx.

## 5° STADE.

Quatre stigmates sont maintenant présents dans chacune des deux paires de rangées stigmatiques. La cavité est fermée, les culs-de-sac abdominaux, d'origine péribranchiale, se sont fusionnés dans le plan médian et constituent maintenant "la vésicule abdominale ellipsoïde", aplatie et interposée entre le fond du sac branchial d'une part et l'anse digestive et l'organe cardiopéricardique d'autre part.

Cette vésicule abdominale reste toujours en continuité avec les cavités péribranchiales par l'intermédiaire de gouttières péribranchiales étirées en deux tubes aplatis.

## 6° STADE.

Ce stade correspond à celui de la larve prête à éclore. Six stigmates sont présents dans chacune des rangées branchiales. Les cavités péribranchiales ou cloacales communiquent encore avec l'extérieur, chacune par un orifice propre. Il n'y a donc pas de cloaque. Il n'y a pas non plus d'anus.

La vésicule abdominale s'allonge vers l'arrière, refoulant l'organe cardiopéricardique à la région postérieure. Cette vésicule se transforme en une cloison abdominale. Elle est encore en communication avec les sacs péribranchiaux par des tubes étroits, restes des gouttières péribranchiales, tubes limités par un épithélium très aplati et en voie de désintégration.

Dans la larve fixée et après la métamorphose, la vésicule abdominale devenue cloison abdominale, perd tout rapport avec les cavités péribranchiales pour acquérir les caractères qu'elle prend chez l'adulte et que JULIN a très bien décrits (5).



## OBSERVATIONS PERSONNELLES

Les embryons que j'ai pu recueillir proviennent d'*Archiascidia Neapolitana* adultes récoltés dans le golfe de Naples et que j'ai extraits, sur le vivant, de la poche incubatrice. Une dizaine d'autres embryons proviennent de la collection même de JULIN, actuellement entre les mains de M. le professeur DE SÉLYS LONGCHAMPS (1).

J'ai pu ainsi étudier une cinquantaine d'embryons que je répartis en trois stades embryonnaires, en excluant les stades de fixation et de métamorphose dont il sera question plus loin.

En général les embryons extraits de la poche incubatrice sont des larves prêtes à éclore. Leur aspect est représenté par la figure 1.

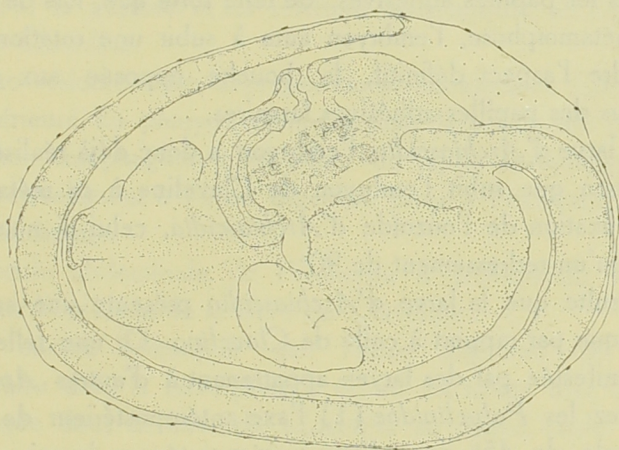


Fig. 1. — Larve d'*Archiascidia Neapolitana*, dans la poche incubatrice, mais sur le point d'éclore.

De telles larves correspondent donc au 6<sup>e</sup> stade décrit par JULIN (5), et mes observations confirment en tout point ce que cet auteur nous a laissé à ce sujet. C'est pourquoi je commencerai par l'examen de telles larves.

Fixées au Bouin, colorées au carmin boracique et éclaircies à l'essence de girofle, ces larves laissent voir leur organisation ainsi que l'on peut s'en rendre compte dans la figure 1.

Elles sont encore encloses dans leur enveloppe. J'appellerai axe

(1) Je remercie vivement M. le professeur DE SÉLYS LONGCHAMPS et M. le professeur R. DOHRN, directeur de la station zoologique de Naples, pour l'aide précieuse qu'ils ont bien voulu m'accorder.



antéro-postérieur de la larve, l'axe partant des papilles adhésives, passant par le point de pénétration de la chorde caudale, et parcourant la région caudale déployée. Les papilles adhésives sont au nombre de trois, elles forment trois boursoufflures au sommet de chacune desquelles aboutit un pédicule ectodermique.

Il convient de distinguer dans la larve, l'embryon proprement dit, c'est-à-dire ce qui subsistera après la métamorphose et la régression de la queue, pour donner l'organisme adulte.

L'embryon s'est constitué dans cette larve, de telle sorte que son axe principal, antéropostérieur est perpendiculaire à celui de la larve même. C'est là une disposition très différente de celle qui existe chez les *Clavelina*. Chez les Clavelines, en effet, l'axe antéropostérieur de l'embryon se superpose à celui de la larve. C'est-à-dire que la bouche s'ouvre sous les papilles adhésives, de telle sorte que, lors de la fixation et de la métamorphose, l'embryon aura à subir une rotation de 180°, pour prendre l'aspect définitif, la bouche opposée aux stolons de fixation issus des papilles adhésives larvaires.

Dans la larve d'*Archiascidia*, l'embryon a donc déjà réalisé la moitié de la rotation que subit l'embryon de Claveline à sa métamorphose. Lors de la fixation de l'oozoïde d'*Archiascidia*, celui-ci n'aura plus à accomplir qu'un redressement de 90°.

Il en résulte que la larve d'*Archiascidia* présente une accélération embryologique par rapport à celle de *Clavelina*. Or une telle accélération est manifestée par des larves appartenant à d'autres *Aplousobranchiata*. Chez les *Polyclinidae* (1) l'axe antéropostérieur de l'embryon fait un angle de 45° avec l'axe antéropostérieur larvaire, chez les *Polycitoridae* et les *Didemnidae*, l'embryon est redressé de 90°. Autrement dit, le redressement de l'embryon dans la larve même, expression d'une accélération embryologique, est un caractère d'organisme évolué.

Dans l'embryon d'*Archiascidia* d'une larve prête à éclore, on distingue déjà les deux grands segments du tronc, le thorax et l'abdomen.

Le thorax antérieur présente, un pharynx muni de son endostyle, un orifice buccal. Il n'y a pas encore de cloaque. Les deux cavités péribranchiales s'ouvrent à l'extérieur, chacune par son orifice propre. Ces deux orifices péribranchiaux sont situés dans la région dorsale au niveau du ganglion du tronc, et symétriquement par rapport au plan médio-sagittal.

Le pharynx et les cavités péribranchiales communiquent à gauche et



à droite par deux rangées de 6 stigmates chacune, ainsi que JULIN (5) l'avait reconnu. L'existence de six ouvertures dans chacune des deux paires de rangées stigmatiques de la branchie est encore une preuve d'accélération embryologique puisque la larve de *Clavelina* a quatre paires de stigmates seulement.

Postérieurement, le pharynx communique avec l'anse digestive par l'entonnoir œsophagien. L'anse digestive est courte, mais nettement située postérieurement au thorax. Le rectum est fermé, il n'y a pas encore d'anus.

Ventralement à l'anse digestive, et à la région postérieure de celui-ci, se distingue le cœur déjà entièrement constitué et fonctionnel. Enfin, parallèlement et ventralement à l'anse digestive, se voit l'épicarde ou vésicule abdominale. Cette vésicule abdominale présente exactement la configuration, la position et les relations anatomiques de l'épicarde de la larve de *Clavelina*.

C'est une vésicule close, déprimée dorsoventralement. Elle part de la paroi postérieure du pharynx comprise entre le cul-de-sac endostylaïre et l'entonnoir œsophagien, c'est-à-dire du raphé rétropharyngien et se prolonge ventralement à l'anse digestive jusqu'à l'extrémité antérieure du raphé cardiaque.

La vésicule abdominale de l'embryon d'*Archiascidia* se présente donc comme l'épicarde de la larve de *Clavelina*.

Il faut encore remarquer que l'anse digestive de l'embryon d'*Archiascidia* dans la larve prête à éclore est moins bien dégagée et délimitée que dans la larve de *Clavelina* au même stade, car l'anse digestive est constituée de cellules bourrées d'éléments deutoplasmiques. L'embryon d'*Archiascidia* est donc plus riche en deutoplasme que l'embryon de *Clavelina*, comme le sont, d'autre part, les embryons de *Polyclinidae* et de *Polycitoridae*. La richesse plus grande en deutoplasme de la larve d'*Archiascidia* est l'indication pour cette dernière, d'un état plus évolué par rapport aux *Clavelinidae*.

L'organisation de la larve à ce stade ne peut être saisie dans tous ses caractères que par coupes microscopiques.

Les figures 2 et 3 représentent quelques coupes transversales d'une série complète d'un embryon au stade correspondant à la larve sur le point d'éclore. Elles nous permettront d'ailleurs de confirmer les descriptions de JULIN relatives à ce stade.

La figure 2, a, correspond à une coupe transversale passant par la région moyenne du thorax, c'est-à-dire la portion stigmatique du pharynx. Cette portion stigmatique du pharynx correspond aux cavités



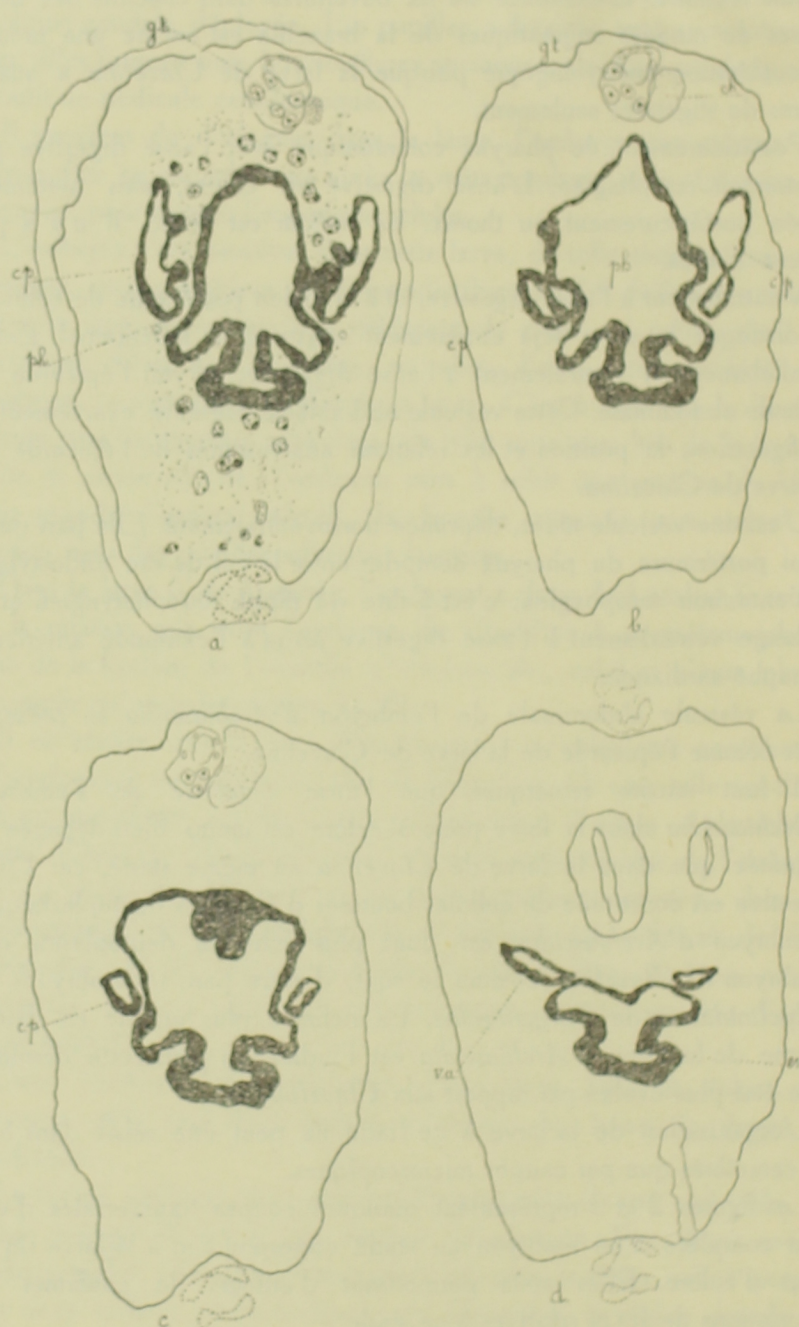


Fig. 2. — Coupes transversales d'un embryon d'*Archiascidia Neapolitana*, sur le point d'éclore.



péribranchiales ; elle est limitée antérieurement et postérieurement par des portions astigmatiques, libres de tout contact avec les cavités péribranchiales. La figure 2, a, montre la cavité thoracique, la gouttière endostylaire ventrale et les deux cavités péribranchiales, gauche et droite. On aperçoit, dans cette figure, l'indication des deux rangées de stigmates, sous forme de deux protubérances du feuillet interne de chacune des cavités péribranchiales, protubérances correspondant à la coupe rasante des parois des ouvertures stigmatiques. A ce stade, ainsi que nous l'avons rappelé plus haut, et ainsi que le montrent les coupes précédentes, les deux cavités péribranchiales s'ouvrent encore à l'extérieur, chacune par un orifice latérodorsal.

Les ouvertures péribranchiales, symétriques et situées dans la région du ganglion du tronc sont très petites. A leur niveau les cavités péribranchiales sont rétrécies en un pédoncule court et creux, qui se rompt d'ailleurs très aisément au moment de la fixation, par suite de la contraction des tissus pharyngiens. Il arrive très souvent, en effet, que dans les coupes, une des cavités péribranchiales paraît être indépendante de l'ectoderme et close dans la cavité haemocoelienne.

Dans la région envisagée, on peut remarquer sur la face dorsale, le ganglion du tronc (*gt.*) provenant de la prolifération de la paroi ventrale du tube neural initial. Tout à côté, on voit la trace de la corde (*ch.*). Dans des coupes antérieures, apparaît la vésicule cérébrale. Le système nerveux de la larve d'*Archiascidia* répond d'ailleurs à ce qu'on en connaît chez les autres Tuniciers et notamment dans la larve de *Clavelina*. Ainsi que l'a très bien décrit SEELIGER (7), comme nous l'avons rappelé également dans une note antérieure (2, 3), chez *Archiascidia* tout comme chez *Clavelina*, le tube neural embryonnaire se maintient intégralement dans la larve tout en donnant cependant des différenciations provisoires larvaires, adaptatives à la vie nageante et momentanée, à savoir, la formation aux dépens de sa paroi latérale antérieure d'une vésicule cérébrale sensorielle munie d'un statolithe et d'un œil, et postérieurement aux dépens de sa paroi ventrale, d'un ganglion du tronc. Le tube neural accolé donc à la vésicule cérébrale antérieure prolonge celle-ci jusqu'au pharynx où il s'ouvre au point où se constituera l'entonnoir vibratile ; cette portion antérieure du tube neural deviendra plus tard le canal excréteur.

Le tube neural surplombe le ganglion du tronc et se prolonge au dessus de la corde par le tractus caudal. Lors de la métamorphose, la vésicule cérébrale, le ganglion du tronc et le tractus caudal se désagrègent et disparaissent ; le tube neural, dégagé de ces organes



larvaires, reprend son aspect initial. Il forme bientôt, aux dépens d'une portion antérieure de la paroi dorsale, le *ganglion cérébroïde*, qui s'individualise pour devenir indépendant, et, au même niveau, mais aux dépens de la paroi ventrale, la glande hyponeurale. Le tube neural embryonnaire subsistera comme organe non nerveux, sous la forme de canal excréteur de la glande hyponeurale, ouvert dans le pharynx par l'organe vibratile, et du cordon dorsal, dont nous avons rappelé la structure et les pouvoirs régénérateurs dans la reconstitution du système nerveux du thorax régénéré par un tronçon abdominal d'*Archiascidia* (2).

Ce qui doit nous arrêter plus particulièrement, ce sont les rapports de l'épicarde et des cavités péribranchiales. Les figures (b, c, d, e, f) nous montrent des coupes de plus en plus postérieures.

Ces coupes ont été faites perpendiculairement à l'axe de l'embryon donc parallèlement à l'axe antéropostérieur de la larve. Quand nous employons les mots : dorsal, ventral, antérieur, postérieur, il s'agit non de la larve elle-même, mais de l'embryon qu'elle contient.

La coupe 2, b, postérieure à celle de la fig. 2, a, nous montre les cavités péribranchiales, qui, très dilatées dorsoventralement dans la région stigmatique du pharynx, deviennent, dans la région postérieure de celui-ci, de plus en plus étroites pour n'être plus que deux tubes latéraux, symétriques ainsi que nous le représentent les fig. 2, b, c, d. Ces tubes qui descendent le long de la région latéroventrale du pharynx, parallèlement aux replis gauche et droit de l'endostyle sont bien ce que JULIN a décrit sous le nom de gouttières péribranchiales. Ainsi que le montre 2, d, v. a., ces tubes latéraux ou gouttières péribranchiales passent sous le cul-de-sac endostylaïre, atteignant ainsi le fond du pharynx. Par la fig. 3, e, f, on se rend compte que les deux tubes péribranchiaux, situés maintenant dans l'abdomen, se sont rapprochés du plan médian; ils s'accolent sous le cul-de-sac endostylaïre pour constituer bientôt la vésicule abdominale.

La description de JULIN (5) est donc exacte. Les cavités péribranchiales sont prolongées postérieurement par deux tubes latéraux qui sous l'endostyle, dans l'abdomen, confluent en une vésicule abdominale.

Les faits tels qu'ils viennent d'être décrits, sont compatibles avec l'interprétation qu'en a donnée JULIN (5), à savoir que la vésicule abdominale est une formation péribranchiale, donc ectodermique et par conséquent non homologue à l'épicarde de Claveline.

Cependant tels qu'ils viennent d'être présentés ils pourraient être l'objet de deux autres explications tout aussi vraisemblables et qui



n'entraîneraient pas une conséquence aussi inattendue de celle de la non homologie de la vésicule abdominale d'*Archiascidia* et de l'épicaide de *Clavelina*.

La structure de la vésicule abdominale telle que nous venons de la décrire est en effet celle de l'épicaide de *Clavelina* et surtout des *Polyclinidae*. Elle est située dans le plan transversal, elle se prolonge

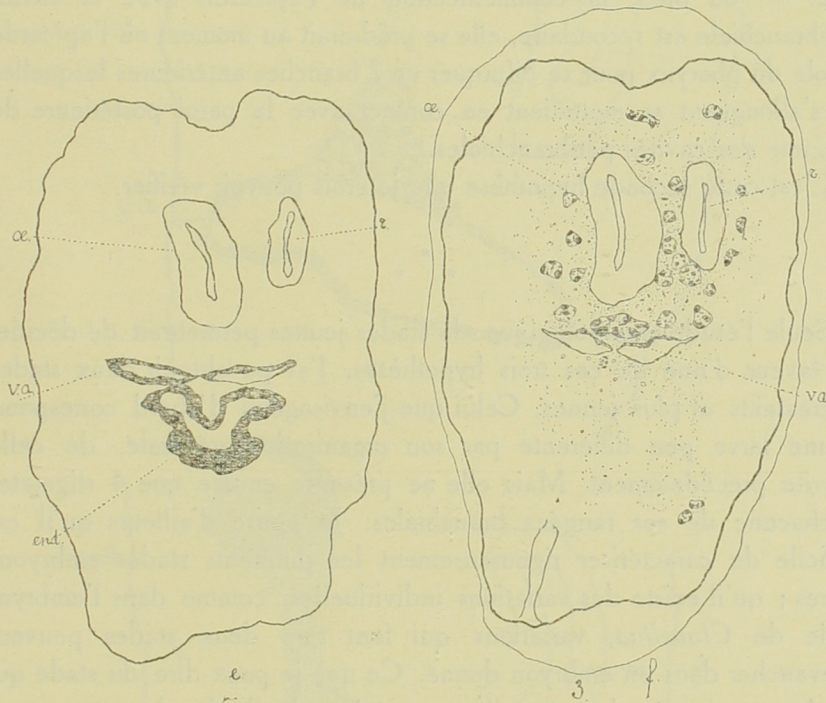


Fig. 3. — Suite à la fig. 2.

ventralement à l'anse digestive, à partir du cul-de-sac endostylaie jusqu'au raphé cardiaque, elle est aplatie dorso-ventralement, bifurquée antérieurement sous le raphé rétropharyngien (fig. 3, f, v. a.).

L'absence de communication avec le pharynx, la distingue certes de l'épicaide de *Clavelina*. Mais on sait que l'épicaide des *Polyclinidae* cesse de communiquer avec le pharynx à l'état adulte. Il n'y a donc d'original dans la vésicule abdominale de l'*Archiascidia* que la communication au stade que nous venons d'envisager, avec la vésicule péribranchiale. Or, sans mettre en doute la valeur épicaidique de la vésicule abdominale, la communication de celle-ci avec les cavités péribranchiales pourrait être justifiée par deux hypothèses :



1. — ou bien dans l'embryon de l'*Archiascidia* les vésicules péribranchiales sont comme le pharynx et l'épicarde des *formations endodermiques*, ainsi que cela se passe dans les bourgeons et ainsi que certains auteurs ont supposé être le cas dans l'embryogénèse même de plusieurs tuniciers. Dans cette supposition, la communication momentanée de l'épicarde et des vésicules péribranchiales seraient un reste de l'origine commune, endodermique, de ces deux organes ;

2. — ou bien, la communication de l'épicarde avec la cavité péribranchiale est secondaire, elle se produirait au moment où l'épicarde s'isole du pharynx pour se bifurquer en 2 branches antérieures lesquelles en s'allongeant se mettraient en contact avec la paroi postérieure de chacune des cavités péribranchiales.

C'est cette seconde hypothèse que je crois pouvoir vérifier.

\*  
\* \* \*

Seule l'étude embryologique de stades jeunes permettrait de décider en faveur d'une de ces trois hypothèses. J'ai pu obtenir deux stades intéressants et plus jeunes. Celui que j'envisagerai d'abord correspond à une larve peu différente par son organisation générale, de celle décrite précédemment. Mais elle ne présente encore que 4 stigmates à chacune de ses rangées branchiales. Je pense d'ailleurs qu'il est difficile de caractériser rigoureusement les différents stades embryonnaires ; qu'il existe des variations individuelles, comme dans l'embryologie de *Clavelina*, variations qui font que deux stades peuvent chevaucher dans un embryon donné. Ce que je peux dire du stade qui va être envisagé, c'est que l'organogénèse de l'épicarde est un peu moins avancée que dans le stade précédent, ce qui permet de voir la continuité de ses parois avec le tissu endodermique.

La vésicule abdominale est encore en communication avec les deux cavités péribranchiales, lesquelles sont ouvertes à l'extérieur. Dorsalement, à l'extrémité antérieure de l'organe cardiopéricardique, nous retrouvons les branches postérieures de la vésicule abdominale. Au delà de la région cardiaque, l'épicarde présente sa disposition normale de vésicule déprimée dorsoventralement telle que la représente la fig. 4, a, v. a. Celle-ci correspond cependant à une coupe transversale, passant immédiatement sous le cul-de-sac endostylaïre et rasant légèrement le raphé rétropharyngien qui dans le fond du pharynx relie l'endostyle à l'entonnoir œsophagien. C'est ainsi que dans cette préparation (fig. 4, a) on voit une traînée cellulaire, entre



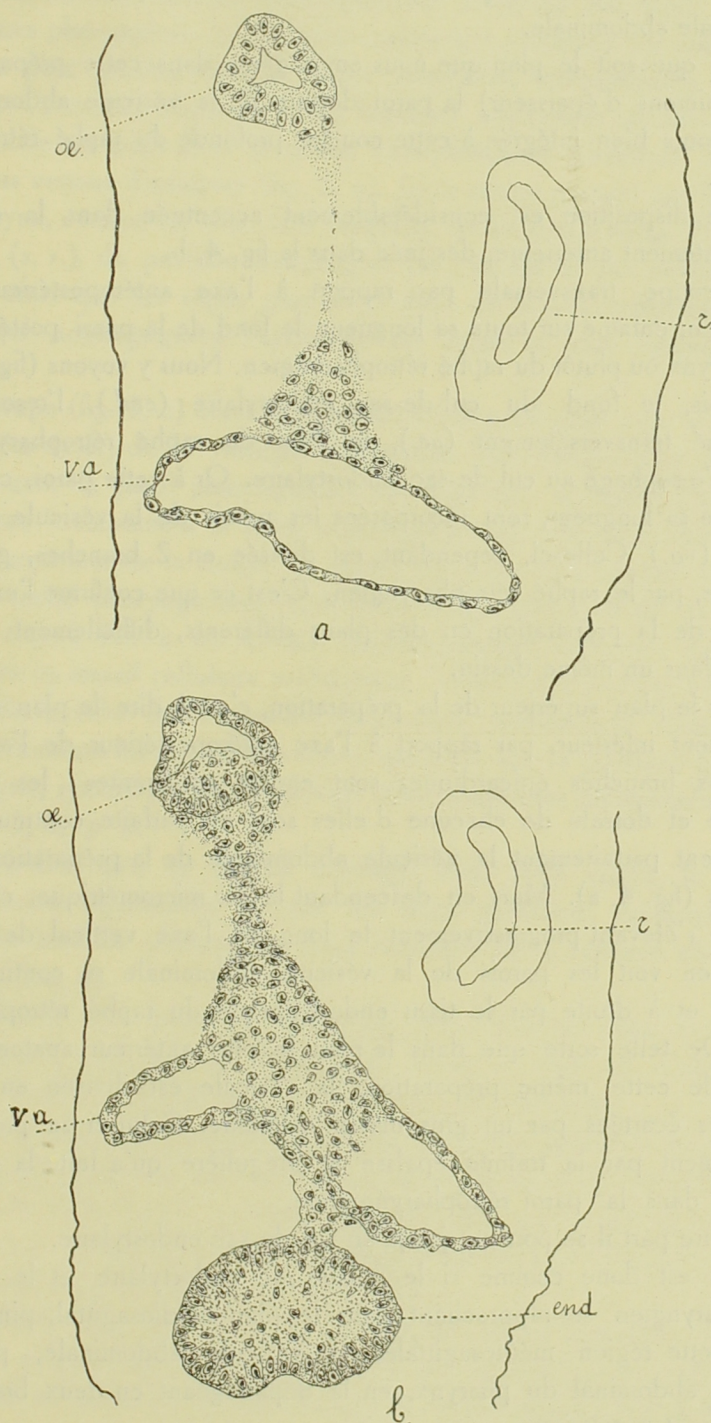


Fig. 4. — Coupes transversales d'embryon d'*Archiascidia Neapolitana* montrant les rapports de la vésicule abdominale (v. a.) et du tissu endodermique pharyngien.



l'orifice œsophagien coupé transversalement et la paroi dorsale de la vésicule abdominale.

Quel que soit le plan que nous envisagions dans cette préparation (de 5 microns d'épaisseur) la paroi dorsale de la vésicule abdominale est toujours bien intégrée à cette couche profonde du raphé rétropharyngien.

Cette disposition est considérablement accentuée dans la coupe immédiatement antérieure, dessinée dans la fig. 4, b.

La coupe transversale par rapport à l'axe antéropostérieur de l'embryon, entame sur toute sa longueur, le fond de la paroi postérieure du pharynx ou plutôt du raphé rétropharyngien. Nous y voyons (fig. 4 b) à la fois, le fond du cul-de-sac endostylaie (*end.*), l'œsophage sectionné transversalement (*oe.*), le fond du raphé rétropharyngien reliant l'œsophage au cul-de-sac endostylaie. Or à cette paroi, coupée sur toute sa longueur, sont incorporées les parois de la vésicule abdominale (*va.*). Celle-ci, cependant, est divisée en 2 branches, gauche et droite, par le raphé rétropharyngien. C'est ce que confirme l'examen attentif de la préparation en des plans différents, difficilement représentés dans un même dessin.

Dans le plan supérieur de la préparation, c'est-à-dire le plan anatomiquement inférieur, par rapport à l'axe antéropostérieur de l'animal, les deux branches épicaudiques sont encore confluentes; les parois ventrale et dorsale de chacune d'elles sont en parfaite continuité et prolongent parfaitement la vésicule abdominale de la préparation précédente (fig. 4, a). Mais en descendant la vis micrométrique, c'est-à-dire en s'élevant progressivement le long de l'axe vertical de l'embryon, on voit les parois de la vésicule abdominale se continuer à gauche et à droite par le tissu endodermique du raphé rétropharyngien. De telle sorte que dans le plan le plus antérieur anatomiquement de cette même préparation, la vésicule est divisée en deux branches écartées par un gros massif cellulaire. Celui-ci se prolonge directement par la traînée épaisse et irrégulière qu'a faite la coupe rasante dans la paroi rétropharyngienne.

D'autre part il se poursuit jusqu'au cul-de-sac endostylaie.

Tout est donc comme si le cul-de-sac endostylaie et le raphé rétropharyngien se rapprochant dans le plan médiosagittal, pinçaient dans cette région médiosagittale, la vésicule abdominale, prolongement abdominal du pharynx, en la départageant en deux branches latérales et symétriques.

Alors que dans les préparations précédentes, la vésicule abdominale



et la base de ses branches antérieures sont intégrées aux tissus endodermiques pharyngiens, les branches antérieures s'écartent par contre du pharynx pour paraître, dans la coupe antérieure, indépendante de ce dernier. Cette individualisation des branches antérieures de la vésicule abdominale est saisie dans la coupe immédiatement antérieure à celle que nous venons d'analyser (fig. 5, c). Ici la coupe passant par le fond du pharynx, entame sur toute leur longueur, les bords du sillon rétropharyngien (s. r.), du pavillon œsophagien (oe.) au cul-de-sac endostylaie (end.), ainsi que les replis gauche et droit de la paroi pharyngienne, replis qui accompagnent l'endostyle sur toute la face ventrale du pharynx.

La coupe (fig. 5, c) étant légèrement oblique, on peut voir la branche droite (v.a.) de la vésicule abdominale parfaitement libre de tout contact avec la paroi pharyngienne. Au contraire, la branche gauche est encore incorporée à la paroi pharyngienne, de telle sorte que dans le plan supérieur de la coupe, la cavité de la branche gauche conflue avec la cavité pharyngienne. Mais dans le plan plus profond de cette coupe, c'est-à-dire à un niveau anatomiquement antérieur, on voit apparaître un massif cellulaire prolongeant l'endostyle à gauche, écartant la branche gauche de la vésicule abdominale parfaitement close cette fois et délimitant lui-même, une cavité qui n'est que la gouttière gauche du pharynx, symétrique à la gouttière droite nettement représentée dans la figure 5, c, p. h.

C'est-à-dire que, au niveau envisagé dans cette coupe, la paroi pharyngienne représentée ici par les deux gouttières endostylaires, écarte du fond du pharynx les deux branches de la vésicule abdominale (fig. 5 c, d).

L'isolement des branches antérieures de l'épicarde dans la paroi pharyngienne n'est pas un phénomène nouveau chez les Tuniciers, puisqu'il se trouve réalisé également chez les *Polyclinidae*.

Tout se passe donc, comme si au moment de la formation du raphé rétropharyngien, qui isole par pincement médian, les deux branches de la vésicule abdominale, la cavité pharyngienne en se dilatant et en s'accroissant, s'enchâssait de plus en plus entre les deux branches de la fourche antérieure de la vésicule abdominale.

Cependant ces deux branches antérieures de l'épicarde ne se terminent pas en cul-de-sac comme chez les *Polyclinidae*; elles se continuent au contraire le long des parois latéroventrales (fig. 5 d) du pharynx et sont en continuité avec les cavités péribranchiales. Cette communication avec les cavités péribranchiales paraît donc être un



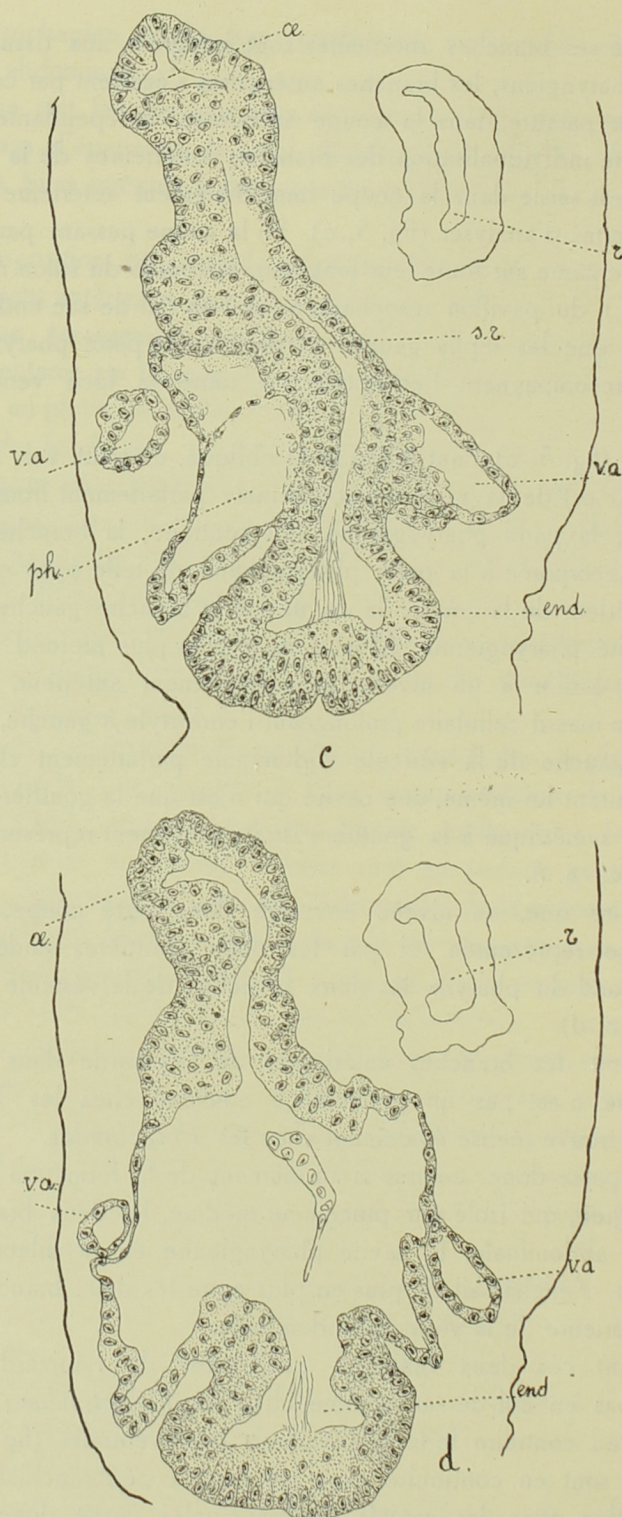


Fig. 5. — Suite à la fig. 4.

v. a. = vésicule abdominale; s. r. = sillon rétropharyngien;  
 α. = œsophage; ph. = pharynx; r. = rectum.



phénomène secondaire, réalisé au moment où les deux prolongements antérieurs de la vésicule abdominale, s'isolent du pharynx. J'en vois une preuve dans le fait que dans la série des coupes, le passage des deux prolongements antérieurs de l'épicarde subcylindriques (ce que JULIN appelait les *tubes péribranchiaux*) aux cavités péribranchiales largement étalées, se fait brusquement. Cela s'aperçoit également dans la fig. 2, b, où la coupe passe par le point de contact du prolongement de la vésicule abdominale avec la vésicule péribranchiale.

Ainsi que les faits viennent d'être présentés, dans le stade envisagé en ce moment, l'interprétation de JULIN est prise précisément en sens inverse. Ce ne seraient pas les cavités péribranchiales qui se prolongeraient dans la région abdominale, chacune par une gouttière et un tube péribranchiaux, mais la vésicule abdominale au contraire, étend ses deux prolongements antérieurs dans le thorax, jusqu'à la rencontre des deux cavités péribranchiales. Autrement dit, la vésicule abdominale et les cavités péribranchiales sont deux formations distinctes, qui se mettent en contact secondairement ; la vésicule abdominale apparaîtrait bien endodermique, donc épocardique.

\*  
\* \* \*

Pour en décider, il faudrait un embryon assez jeune où ces deux organes sont encore indépendants. C'est ce que je crois trouver dans le stade que nous allons étudier en ce moment. Ce stade correspondrait aux trois premiers stades décrits par JULIN. C'est-à-dire que l'embryon, tout en possédant les deux vésicules péribranchiales, est encore astigmatique. La description que j'en donnerai se dégage de l'observation de larves éclaircies et de la reconstitution d'une série complète de coupes dont on retrouvera les plus caractéristiques dans les figures 7 et 8.

Cette larve est sphérique au lieu d'être oblongue comme les larves décrites précédemment (fig. 6). C'est que la région des papilles adhésives n'est pas encore très fortement différenciée, elle est à peine indiquée. Cependant on peut retrouver l'axe larvaire et l'axe embryonnaire. Ils sont perpendiculaires l'un à l'autre. Dans la figure 6, l'axe larvaire est horizontal, l'axe embryonnaire, vertical. Selon cet axe vertical, se disposent les ébauches embryonnaires ; mais elles ne sont pas groupées en deux segments [thoracique et abdominal, aussi nettement distincts que JULIN le décrit pour des stades correspondant à celui qui est examiné en ce moment.

Dans la région supérieure de l'axe vertical de la figure 6 (l'axe



antéropostérieur de l'embryon) se distingue la masse neurale, où se sont différenciés la vésicule cérébrale déjà munie d'une tache oculaire et le ganglion du tronc.

La masse neurale est donc dans la région supérieure de la larve ; elle s'étend parallèlement ou plutôt un peu obliquement par rapport à l'axe larvaire horizontal. Sous cette masse neurale, sont disposées parallèlement à l'axe vertical, les ébauches de la cavité pharyngienne et de l'anse digestive. Si la cavité pharyngienne dépasse quelque peu antérieurement les branches de l'anse digestive, elle se prolonge en arrière parallèlement à celle-ci, de telle sorte qu'il n'est guère possible de

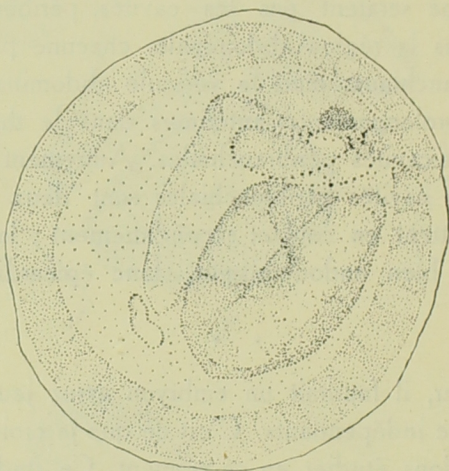


Fig. 6. — Larve très jeune et sans stigmates d'*Archiascidia Neapolitana* (voir texte).

délimiter nettement, le thorax de l'abdomen. Enfin tout au fond de l'anse digestive, s'aperçoit l'organe cardiopéricardique. La structure complète et les rapports exacts de ces ébauches ne peuvent être compris que par l'étude des coupes. Celles-ci ont été faites perpendiculairement à l'axe antéropostérieur de l'embryon, situé verticalement dans la figure 6. En conséquence nous conservons la même nomenclature que précédemment et les mots : antérieur, postérieur, dorsal, ventral, seront toujours compris d'après cet axe même ; la région de l'anse digestive étant toujours la région dorsale puisqu'elle correspond au point de pénétration de la chorde dans l'embryon.

Nous suivrons une série complète de coupes transversales comme précédemment, d'arrière vers l'avant.

La figure 7 a, représente une coupe transversale passant par les ébauches cardiopéricardiques et rasant le fond de l'anse digestive.

Ainsi que JULIN l'avait signalé pour un stade semblable, l'organe



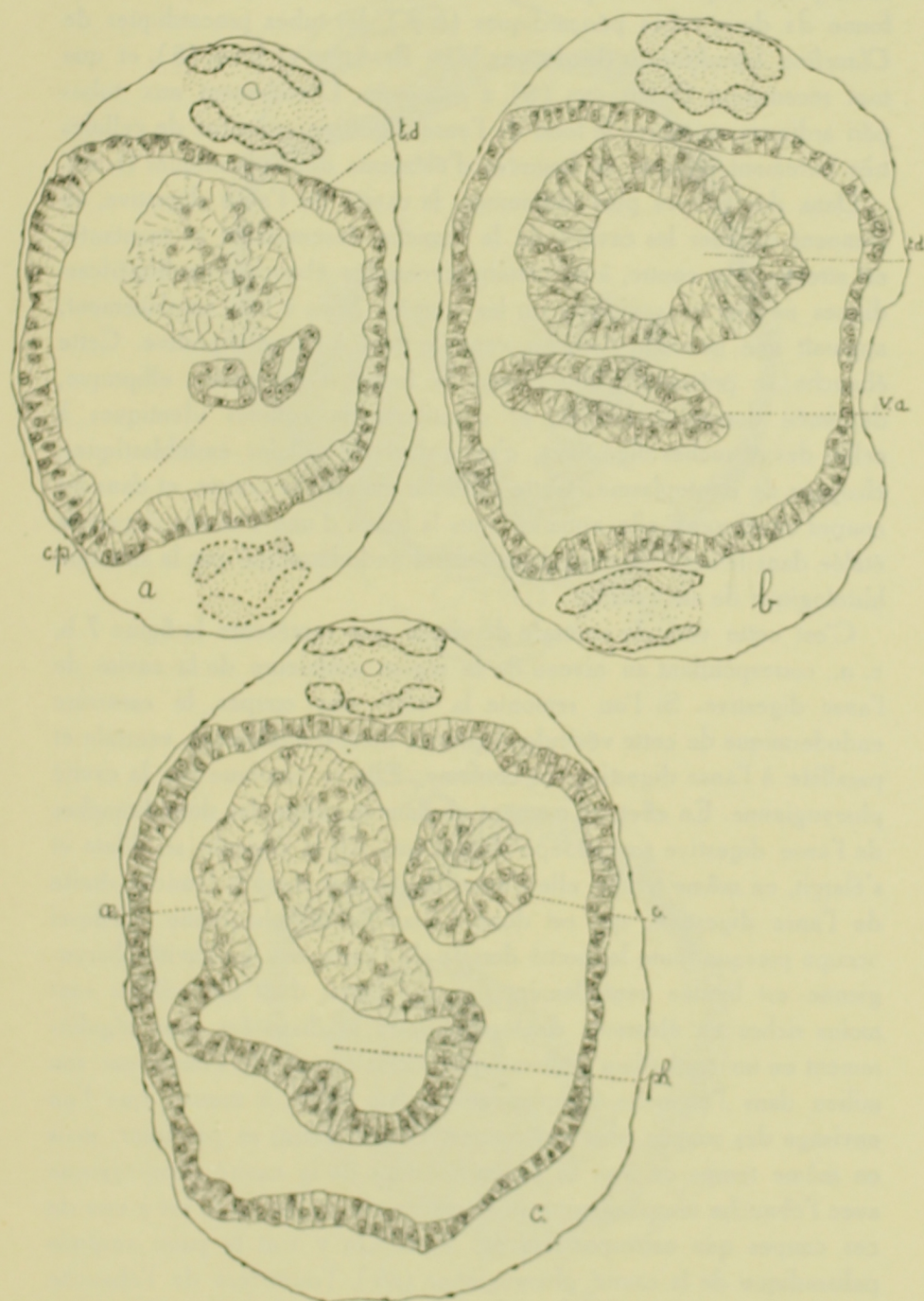


Fig. 7. — Coupes transversales d'un jeune embryon d'*Archiascidia Neapolitana* montrant la continuité de la vésicule abdominale (v. a.) et du pharynx (ph.); cp. = tubes péricardiques; t. d. = anse digestive; α. = œsophage; r. = rectum.



cardiopéricardique n'est pas encore constitué, il se présente sous la forme de deux tubes péricardiques (*c. p.*), les tubes procardiques de *Clavelina lepadiformis* décrits par VAN BENEDEN et JULIN (8), et que tout récemment PARIDAENS (6) a retrouvés. Dorsalement aux tubes péri-ardiques, se trouve le fond de l'anse digestive, constitué de cellules très fortement dilatées et bourrées d'éléments deutoplasmiques (*t. d.*).

Dans des coupes plus antérieures, la cavité de l'anse digestive, où viennent confluer les cavités de la branche descendante et montante, est atteinte. Par contre, à un certain niveau, les ébauches cardiopéricardiques ne sont plus visibles sur les coupes. Mais à leur emplacement, apparaît une nouvelle ébauche, ventrale donc à l'anse digestive. Cette ébauche se présente d'abord sous la forme d'une masse elliptique, déprimée dorsoventralement, et constituée de cellules identiques à celles des ébauches digestives, c'est-à-dire des cellules endoblastiques, chargées de deutoplasme. Cette ébauche massive se creuse, et dans les coupes antérieures, elle apparaît sous la forme d'une vésicule déprimée étalée dans le sens transversal, nettement endodermique par la structure histologique de ses cellules.

C'est cette vésicule ventrale déprimée que représente la figure 7 b, *v. a.*, correspondant au niveau de la région antérieure de la cavité de l'anse digestive. Si l'on remonte la série des coupes, le caractère endodermique de cette vésicule déprimée dorsoventralement, ventrale et parallèle à l'anse digestive, se confirme. Elle se continue par la cavité pharyngienne. En effet, au moment où dans la coupe, les deux branches de l'anse digestive sont indépendantes (*æ.*, *r.*), la vésicule se dilate et s'élargit, en même temps, elle s'ouvre largement dans la branche droite de l'anse digestive, qui est donc l'ébauche œsophagienne. Celle-ci occupe presque toute la moitié dorsale de l'embryon. La cavité pharyngienne est limitée ventralement par une paroi, dont les cellules sont moins riches en éléments deutoplasmiques et disposées plus régulièrement en un épithélium palissadique, dorsalement elle s'ouvre par son milieu dans l'ébauche œsophagienne. Au fur et à mesure que l'on envisage des coupes plus antérieures, ces caractères se précisent, mais en même temps on voit la communication de la cavité pharyngienne avec l'ébauche œsophagienne se déplacer vers la droite. C'est à une de ces coupes que correspond la fig. 7, c. On y voit la paroi ventrale palissadique de la cavité pharyngienne (*ph.*), l'ouverture de l'ébauche œsophagienne (*æ.*) celle-ci étant constituée de cellules très deutoplasmiques, enfin la coupe transversale de la branche rectale (*r.*).

Bientôt dans des régions plus antérieures encore, l'ouverture œsopha-



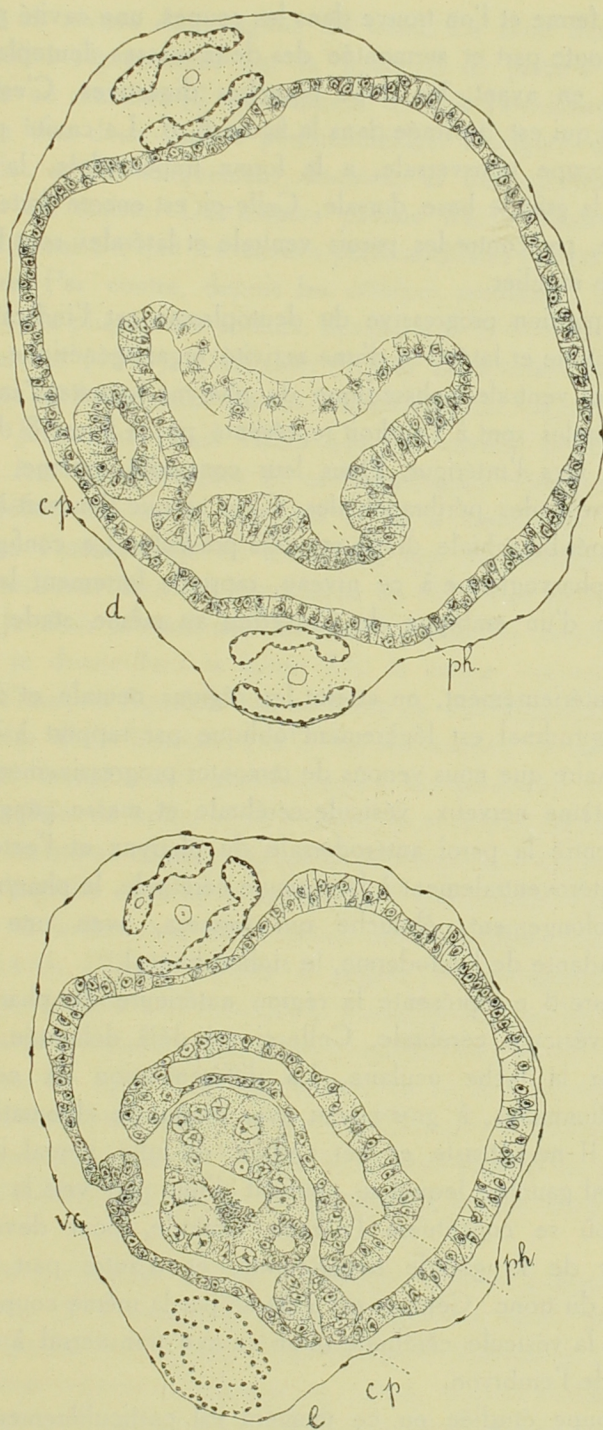


Fig. 8. — Suite à la fig. 7. Coupes transversales montrant l'origine ectodermique des cavités péribranchiales (c. p.).

ph. = pharynx ; v. c. = vésicule cérébrale.



gienne se ferme et l'on trouve dans les coupes, une cavité pharyngienne close de toute part et surmontée des deux masses deutoplasmiques qui terminent, en avant, les deux branches digestives. C'est une coupe semblable qui est dessinée dans la figure 8, d. La cavité pharyngienne *ph.*, en coupe transversale, a la forme trapézoïdale, la petite base ventrale, la grande base dorsale. Celle-ci est encore fortement deutoplasmique, par contre les parois ventrale et latérales sont formées d'un épithélium régulier.

La disparition progressive du deutoplasme est l'indication dans les parois ventrale et latérales, d'une activité organogénétique intense.

La paroi ventrale palissadique du pharynx formera l'endostyle. Les parois latérales sont à l'endroit représenté par la figure 8 d, légèrement infléchies vers l'intérieur. Dans leur concavité externe, viendront se loger les vésicules péribranchiales. C'est ce que l'on voit à droite où la vésicule péribranchiale droite est déjà présente. La configuration de la vésicule pharyngienne à ce niveau, rappelle fortement la cavité pharyngienne d'un embryon de *Clavelina* au même stade de développement.

Plus antérieurement, on atteint les régions neurale et chordale dont l'axe longitudinal est légèrement oblique par rapport à l'axe vertical embryonnaire que nous venons de remonter progressivement.

Le système nerveux, vésicule cérébrale et masse ganglionnaire, est localisé entre la paroi antérodorsale du pharynx et l'ectoderme antérieur; antéroventralement à la vésicule cérébrale, le pharynx envoie un léger prolongement, ébauche qui formera, avec une invagination correspondante de l'ectoderme, le siphon buccal.

La figure 8 e représente la région antérieure du pharynx enveloppant la vésicule cérébrale. Celle-ci est déjà délimitée, et la coupe passe par la tache oculaire. La différenciation en cellules neurales ganglionnaires, à gros noyau avec réseau de chromatine s'est déjà réalisée. Il ne subsiste en cet endroit du tube neural initial que le petit canal gauche, lequel se poursuit d'une part vers la zone pharyngienne où se constituera l'organe vibratile, pour devenir le canal excréteur de la glande hyponeurale, et d'autre part au-dessus du ganglion du tronc. Celui-ci est entamé par la même coupe du fait qu'il prolonge la vésicule cérébrale selon un axe transversal à celui de l'axe vertical de l'embryon.

La coupe étudiée en ce moment est particulièrement intéressante pour la formation des cavités péribranchiales. Nous y voyons en effet les orifices extérieurs, gauche et droit des deux cavités péribranchiales.



Ils s'ouvrent au niveau du ganglion du tronc. La série des coupes à partir de celles représentées par la figure 8 d, jusqu'à la coupe envisagée en ce moment (8 e) montrent donc à l'évidence l'origine ectodermique des deux cavités péribranchiales. L'origine des cavités péribranchiales a été longuement discutée, et des opinions contradictoires ont été émises. Des auteurs comme METCHNIKOFF (1868), PIZON (1892), ont cru que les cavités péribranchiales étaient d'origine endodermique. Par contre, depuis les célèbres recherches de KOWALEVSKY (1871) la plupart des auteurs, SEELIGER (1884-1893), WILLEY (1893), SALENSKY (1895), CAULLERY (1894) et d'autres ont montré que les cavités péribranchiales étaient ectodermiques. Cependant VAN BENEDEN et JULIN ont admis l'idée que les cavités péribranchiales étaient à la fois ectodermiques et endodermiques. SEELIGER (7) a résumé les débats sur cette question et en a conclu en se basant notamment sur l'embryologie de *Clavelina* que les cavités péribranchiales se constituent bien par introflexion de deux sacs ectodermiques et dorsaux. Je tiens à confirmer une fois de plus les conclusions de SEELIGER, et je donne dans la figure 9 d, la coupe transversale d'un embryon de *Clavelina lepadiformis*, au stade de développement correspondant à celui d'*Archiascidia* étudié en ce moment, et où l'on peut voir les deux invaginations ectodermiques latérodorsales, formées au niveau du ganglion du tronc, et se dilatant en vésicules péribranchiales pour venir se mettre au contact des parois latérales de la cavité pharyngienne avec laquelle elles ne communiquent pas encore. Cette coupe se superpose à celles que nous avons décrites chez *Archiascidia*. Comme SEELIGER (7) le signale à propos de l'embryologie des Clavelines, les vésicules ectodermiques, ébauches des cavités péribranchiales, ne sont pas toujours synchrones, ni symétriques au début de leur développement. La figure 8 e, représentant la coupe correspondant à cet organe, en témoigne : alors que la vésicule péribranchiale droite est très grande et occupe plusieurs coupes, la vésicule gauche est beaucoup plus petite et n'intéresse que la coupe étudiée en ce moment et la suivante.

En confirmant l'origine ectodermique des cavités péribranchiales, nous rejetons en même temps la seconde hypothèse émise précédemment selon laquelle les vésicules branchiales, le pharynx et l'épicarde auraient la même origine endodermique comme cela se réalise dans le bourgeonnement et la régénération. Mais le stade étudié en ce moment, nous permet de nous rendre compte de l'indépendance de la vésicule abdominale d'avec la cavité péribranchiale. En effet, si nous récapiti-



tulons la description des coupes que nous venons de suivre, on peut se faire l'interprétation suivante de la structure de l'embryon examiné. Sous la masse neurale antérieure (vésicule cérébrale, ganglion du tronc) étalée dans le sens longitudinal de la larve et transversalement à l'axe de l'embryon, se trouve la cavité pharyngienne. Celle-ci présente un prolongement antérieur qui participera à la formation du siphon buccal. Elle est limitée par une paroi dorsale deutoplasmique et une paroi ventrale épithéliale moins riche en deutoplasme. Celle-ci constituera l'endostyle dans une région qui fait face à une fente dorsale par laquelle la cavité pharyngienne communique avec la cavité œsophagienne. Mais derrière l'ouverture œsophagienne, la cavité pharyngienne prend un tout autre aspect, elle forme une vésicule ellipsoïde, déprimée dorsoventralement et dont les cellules sont deutoplasmiques; cette vésicule déprimée, d'origine endodermique, prolongeant postérieurement la cavité pharyngienne et s'étendant parallèlement et ventralement à l'anse digestive jusqu'aux ébauches cardiopéricardiques correspond parfaitement à la vésicule abdominale telle que nous l'avons représentée dans les larves âgées (fig. 1 et 10).

Cette vésicule abdominale est donc bien par son origine, sa position anatomique, et sa structure, un épicarde. Sans doute, cet épicarde ne se constitue pas comme, chez les Clavelines, par deux ébauches tubulaires endodermiques, ainsi que VAN BENEDEN et JULIN (8), KUHN et SEELIGER (7) l'ont décrit et ainsi que PARIDAENS (6) l'a confirmé récemment. Les figures 9, a, b, c représentent des coupes transversales faites dans la région épicaudique d'un jeune embryon de *Clavelina lepadiformis*. En a, la coupe passe par l'œsophage ( $\alpha$ ), le rectum ( $r$ ) et atteint l'extrémité antérieure de la vésicule péricardique médiane ( $cp$ ) en contact avec les extrémités postérieures des tubes épicaudiques ( $ep$ ). La figure 9, b correspond aux extrémités antérieures des tubes épicaudiques, immédiatement sous l'ébauche du raphé rétropharyngien. Cette dernière coupe se superpose à la coupe (fig. 4, b) faite dans la même région d'un embryon d'*Archiascidia*. En c, les deux tubes épicaudiques ont conflué en une cavité pharyngienne ( $ph$ ) laquelle, plus antérieurement en d, se trouve flanquée des deux sacs péribranchiaux ectodermiques. Ces figures complètent celles données par G. PARIDAENS (6) et montrent l'origine endodermique des deux ébauches tubulaires épicaudiques que les auteurs signalés plus haut avaient décrits depuis longtemps. PARIDAENS (6) confirme l'origine double de la vésicule péricardique ainsi que VAN BENEDEN et JULIN (8) l'admettaient dans leur conception



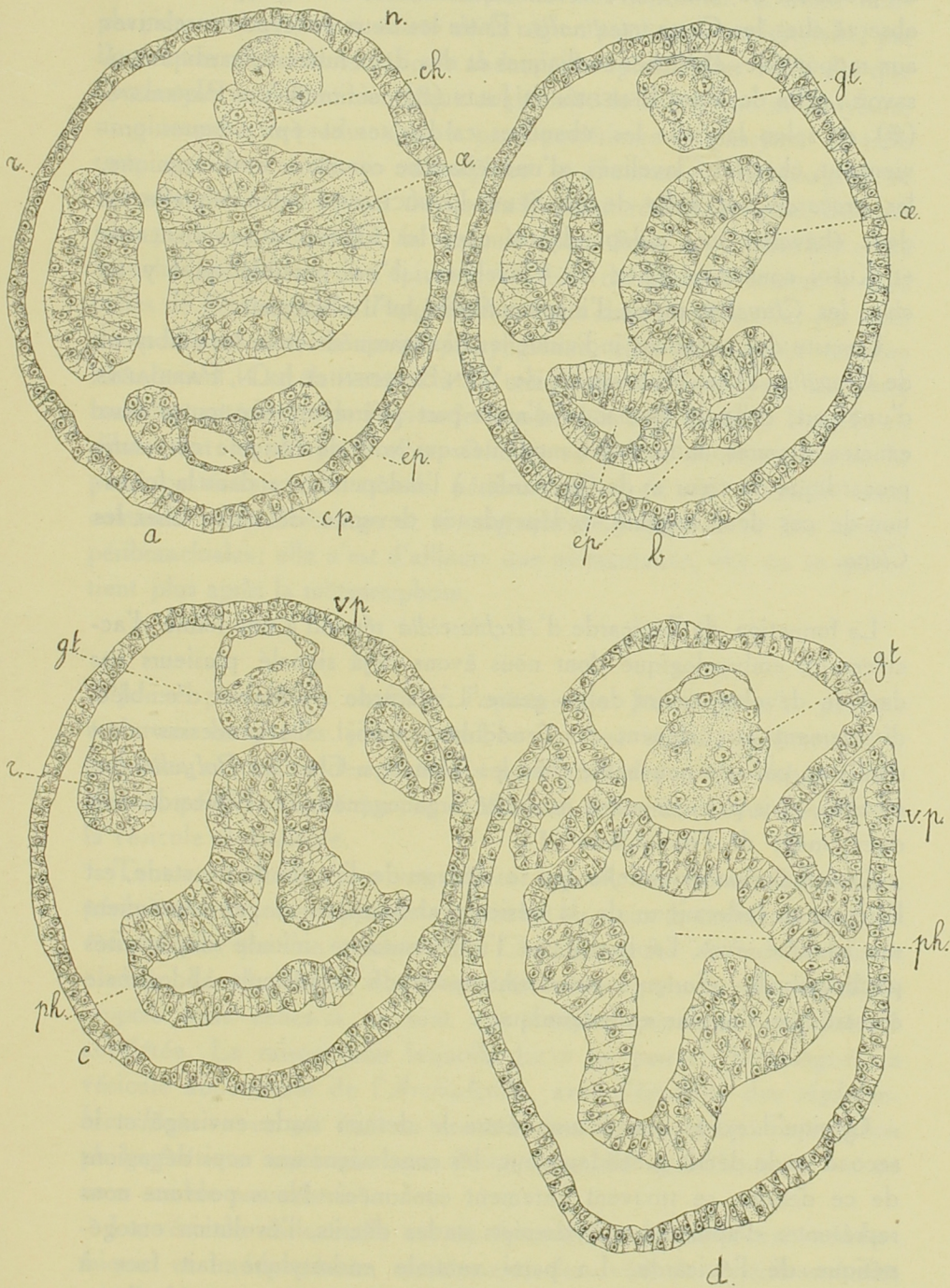


Fig. 9. — Coupes transversales dans un embryon de *Clavelina lepadiformis*, montrant les rapports des tubes épicaudiques (ep.) avec la cavité péricardique (c. p.) et la cavité pharyngienne (ph.) ainsi que la formation ectodermique des vésicules péribranchiales (v. p.).



du procarde de Claveline, et ainsi que DE SÉLYS-LONGCHAMPS l'avait observé chez les *Ciona intestinalis*. Entre les deux conceptions relatives aux rapports des ébauches cardiaques et des deux tubes épicaudiques, à savoir : celle de VAN BENEDEN et JULIN (8) confirmée par PARIDAENS (6) et selon laquelle les ébauches cardiaques et épicaudiques proviennent, chez les Clavelines, d'une ébauche commune endodermique, les *procardes*, et celle de DE SÉLYS-LONGCHAMPS selon laquelle les deux ébauches sont indépendantes chez les *Ciona*, et que SEELIGER et KUHN confirment chez les Clavelines, il est possible qu'il y ait chez les *Clavelina* moins d'incompatibilité qu'il n'apparaît.

Il existe des variations individuelles très marquées entre les embryons de *Clavelina* et les observations de VAN BENEDEN et JULIN, PARIDAENS d'une part, celle de SEELIGER d'autre part pourraient être toutes deux exactes et correspondre à des modalités qui vont de l'origine commune procardique du cœur et de l'épicarde, à l'indépendance dans la formation de ces deux organes, indépendance devenue définitive chez les *Ciona*.

La formation de l'épicarde d'*Archiascidia* répond à une forme d'accélération embryologique dont nous avons déjà signalé plusieurs cas dans le développement de ce genre. L'épicarde s'y réalise d'emblée, directement aux dépens de l'endoblaste initial. Ce processus n'est d'ailleurs pas une nouveauté chez les Tuniciers. Chez les *Polyclinidae*, en effet, mais par une autre modalité organogénétique l'épicarde naît directement de l'endoblaste (1).

La conclusion essentielle qui se dégage de l'étude de ce stade, est l'origine endodermique de la vésicule abdominale et par conséquent son identité avec l'épicarde, et l'indépendance initiale des cavités péribranchiales d'origine ectodermique et de la vésicule abdominale épicaudique d'origine endodermique.

\* \* \*

Quoiqu'il existe une lacune entre le dernier stade envisagé et le second stade décrit précédemment, les conclusions que nous dégagions de ce dernier, se trouvent fortement confirmées. Nous pouvons nous représenter d'après les trois derniers stades décrits, l'évolution ontogénétique de l'épicarde. La paroi ventrale endostylaire fait face à l'ouverture ventrale du pharynx dans l'œsophage. Au cours du développement, le pharynx se dilate ; l'anse digestive, initialement parallèle à ce dernier, pivote de façon à devenir postérieure et de telle sorte que



l'orifice œsophagien d'abord vertical devient horizontal. L'orifice œsophagien se trouve alors écarté de la région postérieure endostylaïre, par l'ouverture même de la vésicule abdominale épicaïrdique. Mais dès que l'endostyle se différencie et que se délimite le cul-de-sac endostylaïre, un pincement se produit dans la paroi postérieure du pharynx, de telle sorte que le cul-de-sac endostylaïre et l'entonnoir œsophagien se trouvent réunis par ce qui deviendra le raphé rétropharyngien. Celui-ci partage, en conséquence, la vésicule épicaïrdique en 2 branches : ces branches antérieures de l'épicaïrde s'isolent du pharynx comme le font celles de l'épicaïrde des *Polyclinidae*, mais chez *Archiascidia*, par suite de la dilatation de la cavité pharyngienne, elles se trouvent écartées latéralement. Corrélativement à la croissance de l'embryon, les deux branches antérieures de l'épicaïrde forment une fourche entre laquelle se dilate tout le pharynx ; elles viennent se mettre en contact avec la paroi postérieure des cavités péribranchiales et ainsi s'établit cette communication si étrange et si originale de l'épicaïrde et des cavités péribranchiales ; elle n'est d'ailleurs que momentanée, elle ne se maintient plus après la métamorphose.

\*  
\* \* \*

Je ne puis donc confirmer l'opinion de JULIN. Je n'ai pas pu retrouver les stades jeunes étudiés par cet auteur, notamment la formation successive des gouttières péribranchiales et des tubes abdominaux péribranchiaux qui par confluence donneraient sous l'endostyle la vésicule abdominale.

Tout se présente sous un aspect opposé, les tubes abdominaux péribranchiaux nous apparaissent comme les deux branches antérieures épicaïrdiques que l'on connaît chez *Clavelina* et les *Aplousobranchiata* évolués. L'embryologie d'*Archiascidia*, certes, présente des modalités propres mais celles-ci ne sont que l'expression d'une embryologie accélérée. La raison pour laquelle JULIN ne pouvait homologuer la vésicule abdominale de l'*Archiascidia*, avec l'épicaïrde des *Aplousobranchiata* — ce qui était en contradiction avec sa propre conception phylogénétique ainsi que nous l'avons rappelé précédemment — ne nous semble pas exister.

La vésicule abdominale est un épicaïrde, sa formation est endodermique et indépendante, initialement, des vésicules péribranchiales ectodermiques.



## DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

Il n'est pas difficile d'obtenir les stades postembryonnaires d'*Archiascidia* et d'en suivre ainsi la métamorphose et le développement définitif. Il suffit de dégager de la cavité incubatrice d'individus vivants, les larves qui y sont incluses et prêtes à éclore. Dans des boîtes de Pétri, ces larves vivent parfaitement ; elles se dégagent de leur enveloppe et après un temps très court de vie libre, elles se fixent.

La fig. 10 représente une larve nageante. Elle ne diffère guère de la larve encore enclose dans son enveloppe et que nous avons décrite

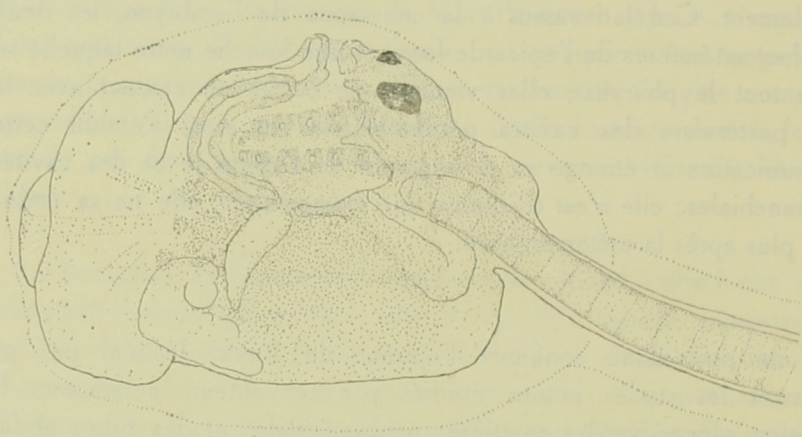


Fig. 10. — Larve nageante d'*Archiascidia Neapolitana*.

précédemment. Tout au plus, peut-on signaler un degré plus accentué du développement. Le pharynx est redressé davantage selon l'axe vertical et est plus dilaté. La branchie possède encore 6 stigmates dans chacune de ses deux paires de rangées. Mais ces stigmates sont moins arrondis et commencent à s'accroître selon l'axe antéropostérieur. L'épiscarde a gardé le même aspect. L'anse digestive plus dégagée du deutoplasme se dessine mieux.

Dans les fig. 11 et 12 sont dessinés 2 stades d'oozoïdes qui, en élevage dans les boîtes de Pétri, ont subi leur métamorphose.

L'aspect général rappelle étonnamment l'oozoïde de *Clavelina*, immédiatement après la fixation, quand il ne possède encore que deux paires de rangées de stigmates. Ici, comme là, l'animal est nettement délimité en trois segments : le thorax, l'abdomen, le postabdomen.

Le postabdomen provient évidemment chez l'*Archiascidia* aussi bien que chez *Clavelina* et tous les *Aplousobranchiata*, des papilles adhé-



sives comme dérivent des papilles adhésives, chez les *Phlebobranchiata* et *Stolidobranchiata* les vaisseaux du test, homologues du postabdomen stolonial de *Clavelina*. Le postabdomen prend la configuration du postabdomen stolonial de *Clavelina*, extension basilaire de l'haemocoèle postérieur sous forme de boursoufflures stoloniales. Il arrive même qu'un stolon se prolonge assez fortement chez certains oozoïdes adultes.

Plus tardivement cependant, le postabdomen s'étale sur le support auquel il adhère solidement par sa tunique épaissie, il s'y écrase corrélativement à la descente de la masse viscérale (l'anse digestive, l'organe cardiopéricardique, les glandes génitales), de telle sorte que ces derniers organes abdominaux viennent occuper les régions supérieures de l'épatement basilaire postabdominal.

Les caractères de l'oozoïde de la Claveline se retrouvent également dans l'abdomen (fig. 11). C'est la même disposition de l'anse digestive du cœur et de l'épicarde; l'anse digestive est constituée des mêmes éléments, l'épicarde se prolonge de la même façon, parallèlement et ventralement à l'anse digestive, depuis le raphé rétropharyngien jusqu'à l'extrémité antérieure de l'organe cardiopéricardique. Cependant, au cours de la croissance, les caractères originaux d'*Archiascidia* vont s'accroître.

C'est surtout la région œsophagienne qui se différencie ainsi que le montre déjà la fig. 12, en s'allongeant de plus en plus.

L'allongement de la région œsophagienne est d'ailleurs une tendance déjà nettement marquée chez *Clavelina* (par exemple, les *Clavelina lepadiformis* du lac de Fusaro [Naples]). Mais cet accroissement de la région œsophagienne, c'est-à-dire de la portion préstomacale de l'abdomen, atteint chez les *Archiascidia* une intensité extrême, puisque cette région constitue à elle seule toute la tigelle abdominale, c'est-à-dire près des  $\frac{2}{3}$  du corps tout entier.

Cet allongement de la région préstomacale est évidemment réalisé à la fois par l'œsophage, l'intestin rectal et l'épicarde, ce dernier repoussant l'organe cardiopéricardique au niveau du fond de l'anse digestive, dans l'épatement basilaire de l'animal. C'est-à-dire que malgré l'accroissement énorme de l'épicarde, les relations anatomiques de ce dernier organe avec l'anse digestive et surtout l'organe cardiopéricardique restent essentiellement identiques à ce qu'elles sont chez les Clavelines.

Outre son allongement dans la région œsophagienne, l'épicarde présente une autre différence avec celui des *Clavelinidae*. Il ne communique pas, ou plutôt il ne communique plus, avec la cavité pharyngienne.



Il n'est d'ailleurs plus en relation, non plus, avec les cavités péribranchiales.

Le thorax des jeunes oozoïdes que nous examinons en ce moment rappelle, lui aussi, le thorax d'un jeune oozoïde de *Clavelina*. Par tous ses organes, c'est un thorax de *Clavelinidae*.

Cependant, dans les jeunes oozoïdes qui sont représentés dans les

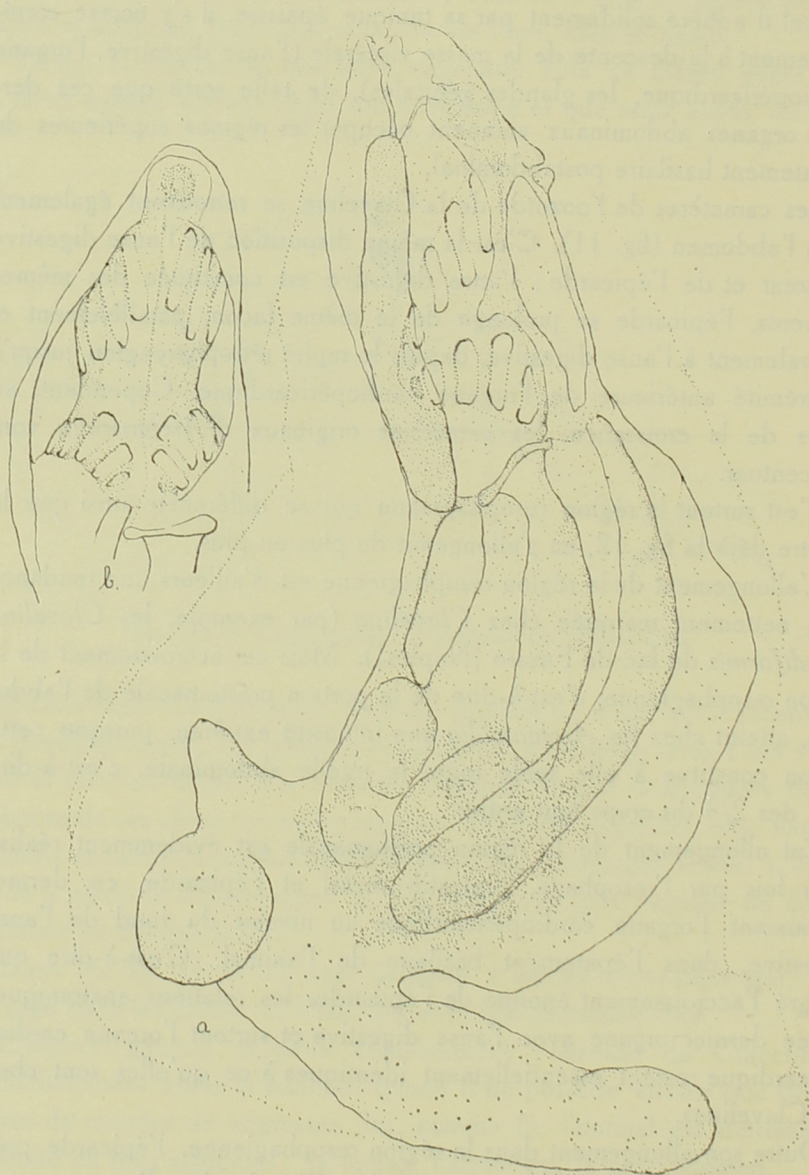


Fig. 11. — Oozoïde fixe et métamorphosé d'*Archiascidia Neapolitana* vu de profil (a) et de dos (b), 48 heures après extraction de la poche incubatrice maternelle.



fig. 11 et 12, les caractères propres aux *Archiascidia* commencent à se manifester. S'il n'existe dans le jeune oozoïde de *Clavelina*,

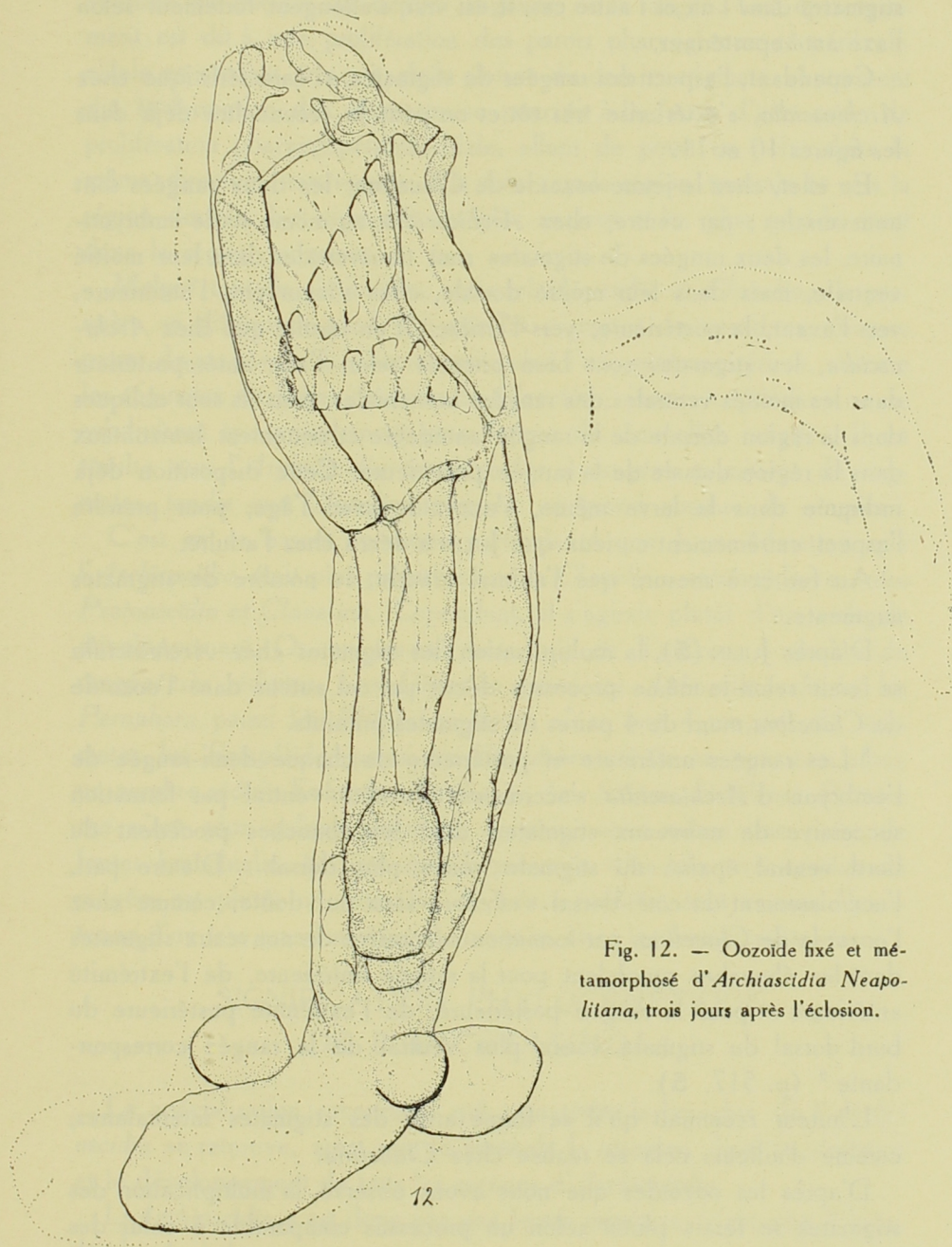


Fig. 12. — Oozoïde fixé et métamorphosé d'*Archiascidia Neapolitana*, trois jours après l'éclosion.

comme dans celui d'*Archiascidia*, que deux paires de rangées de stigmates, chacune d'elles présente au moins 6 stigmates chez *Archiascidia*



tandis qu'elles n'en ont que quatre chez *Clavelina*. L'accélération embryologique propre aux *Archiascidia* reste donc très manifeste. Les stigmates dans l'un et l'autre cas, il est vrai, s'allongent fortement selon l'axe antéropostérieur.

Cependant, l'aspect des rangées de stigmates, si caractéristique chez *Archiascidia*, s'extériorise très tôt et on peut le reconnaître déjà dans les figures 10 et 11.

En effet, chez le jeune oozoïde de *Clavelina*, les deux rangées sont transversales ; par contre, chez *Archiascidia*, au même stade embryonnaire, les deux rangées de stigmates sont transversales dans leur moitié ventrale, mais dans leur moitié dorsale, elles s'incurvent, l'antérieure, vers l'avant, la postérieure, vers l'arrière. Il en résulte que chez *Archiascidia*, les stigmates sont bien orientés selon l'axe antéropostérieur dans les moitiés ventrales des rangées branchiales, mais ils sont obliques dans la région dorsale de la rangée antérieure et nettement horizontaux dans la région dorsale de la rangée postérieure. Cette disposition déjà indiquée dans la larve même, s'accroît avec l'âge, pour prendre l'aspect extrêmement curieux que JULIN a décrit chez l'adulte.

Au fur et à mesure que l'animal grandit, le nombre de stigmates augmente.

D'après JULIN (5), la multiplication des stigmates chez *Archiascidia* se ferait selon le même processus décrit par cet auteur dans l'oozoïde de *Clavelina* muni de 4 paires de stigmates primitifs.

" Les rangées antérieure et postérieure de chaque demi-rangée de l'embryon d'*Archiascidia* s'accroissent du côté ventral par formation successive de nouveaux stigmates, dont les ébauches procèdent du bord ventral épaissi du stigmate voisin plus dorsal... D'autre part, l'accroissement du côté dorsal s'effectue sans nul doute, comme chez l'oozoïde de *Clavelina*, par formation successive de nouveaux stigmates dont les ébauches procèdent pour la rangée antérieure, de l'extrémité antérieure et pour la rangée postérieure, de l'extrémité postérieure du bord dorsal du stigmate voisin plus ventral de la rangée correspondante " (p. 517, 5).

L'auteur reconnaît qu'il se forme ainsi des stigmates intercalaires, comme d'ailleurs cela se réalise chez *Clavelina*.

D'après les oozoïdes que nous avons observé, la multiplication des stigmates se ferait plutôt selon un processus comparable à celui des *Distaplia* (JULIN, 4).

On voit, en effet, aux extrémités dorsale et ventrale de chaque rangée de stigmates qui forment les cavités péribranchiales au dessus



de l'endostyle ou vers la région dorsale, apparaît successivement de petits épaissements plus ou moins elliptiques, tout contre la limite ventrale ou dorsale du dernier stigmat de la rangée. Cet épaissement est dû à une prolifération des parois pharyngienne et péribranchiale en contact, très près de la cloison du dernier stigmat. Autrement dit, la formation des stigmates se poursuit à la façon d'une onde de prolifération pharyngopéribranchiale, allant de point en point dans la même direction transversale, à la fois vers la région ventrale et vers la région dorsale, les stigmates les plus anciens et les plus grands étant dans la région moyenne.

Malgré tant de similitudes entre *Archiascidia* et *Clavelina*, la première se différencie par le fait que les stigmates de ces deux uniques paires de rangées, s'ils s'accroissent selon l'axe antéropostérieur, comme les stigmates du jeune oozoïde de *Clavelina*, jamais cependant ne se subdivisent transversalement pour former de nouvelles rangées. Il en résulte que l'*Archiascidia* conserve les 2 rangées primitives de stigmates, tandis que *Clavelina* acquiert un grand nombre de rangées.

C'est en se basant sur cette particularité que JULIN admettait que l'*Archiascidia* était plus primitive que la *Clavelina*, intermédiaire entre *Protoascidia* et *Clavelina*. Cependant, il s'agirait plutôt d'un arrêt de développement. Or, on connaît beaucoup de Tuniciers à nombre de rangées très réduites. Les *Distaplia* parmi les *Aplousobranchiata*, les *Perophora* parmi les *Phlebobranchiata* n'ont que 4 rangées de stigmates, les *Botryllidae* parmi les *Stolidobranchiata* en ont, eux aussi, un nombre réduit. Enfin, les *Thaliacae*, les *Salpes*, *Doliolum* *Pyrosoma* n'ont plus qu'une paire de rangées, voire même une paire de fentes branchiales. Si bien que la présence d'un très petit nombre de rangées est plutôt un caractère de forme évoluée, tout comme l'existence d'un très grand nombre de rangées, chez les formes solitaires.

#### SIGNIFICATION PHYLOGÉNÉTIQUE DE L'*ARCHIASCIDIA*

La spécialisation secondaire qui caractérise la branchie de l'*Archiascidia* se retrouve, ainsi que je viens de le résumer, dans la structure et le développement de tous les organes d'*Archiascidia*.

L'*Archiascidia* n'est donc pas une forme primitive, c'est une *Clavelinidae* évoluée.

A. — En effet, par rapport à l'embryogénèse de *Clavelina*, celle d'*Archiascidia* est accélérée.



Cette accélération se manifeste :

1) par la formation de l'épicarde directement aux dépens de l'endoblaste, comme chez les *Polyclinidae*, mais selon une modalité propre.

2) par la présence d'un plus grand nombre de stigmates à l'éclosion de la larve, 6 au lieu de 4.

3) par le redressement de l'embryon par rapport à l'axe longitudinal larvaire, puisque l'embryon est perpendiculaire à ce dernier et que, lors de la métamorphose, le retournement se fera selon un angle de 90° seulement et non de 180° comme chez *Clavelina*. Un redressement précoce et une embryologie accélérée se présentent également chez les *Polyclinidae*, et surtout chez les *Polycitoridae*, toutes formes évoluées par rapport aux *Clavelinidae*.

B. — L'*Archiascidia* est très voisine de *Clavelina*, mais ses caractères, loin d'être plus primitifs que ceux de *Clavelina*, sont tous plus évolués par rapport à ceux de *Clavelina*.

1) La région préstomacale (l'œsophage, le rectum, l'épicarde) a tendance à s'allonger chez les *Clavelinidae*. Cet allongement est poussé à l'extrême chez *Archiascidia*. La preuve en est donnée par le fait qu'immédiatement après la fixation, l'oozoïde d'*Archiascidia* et l'oozoïde de *Clavelina* sont très semblables, et que l'extension excessive de la région œsophagienne ne s'accroît chez *Archiascidia* qu'au cours de la croissance postembryonnaire.

2) La croissance démesurée de l'épicarde chez un Tunicien n'est pas une chose nouvelle. Elle se trouve manifestée aussi chez les *Polyclinidae*. Mais dans ce groupe, la croissance épicaudique se fait indépendamment de celle de l'anse digestive ; l'épicarde devient, chez les *Polyclinidae*, postabdominal et refoule l'organe cardiopéricardique à l'extrémité du postabdomen.

Par contre, chez l'*Archiascidia*, la croissance de l'épicarde se fait en harmonie avec celle de l'anse digestive, et c'est ainsi que l'épicarde, malgré sa longueur, reste dans les mêmes rapports avec tous les autres organes abdominaux, rapport qui est celui qui existe chez *Clavelina*. C'est-à-dire que la descente du cœur se fait corrélativement à celle de la région stomacale, contrairement aux *Polyclinidae*, et il en résulte que le postabdomen très net chez les *Clavelina*, énorme chez les *Polyclinidae*, est très court et comme écrasé chez les *Archiascidia*.

Ces modifications de la structure de *Clavelina*, s'accroissent chez l'*Archiascidia* aussi bien que chez les *Polyclinidae*, au cours de la croissance postembryonnaire.

3) L'épicarde de *Clavelina*, formation endodermique prolongeant la



cavité pharyngienne dans la région abdominale, s'isole totalement du pharynx chez des formes d'*Aplousobranchiata* évolués, les *Polyclinidae* par exemple. On retrouve ce même caractère chez *Archiascidia*; l'épicarde cesse d'être en rapport avec le pharynx dans les derniers stades du développement embryonnaire. C'est-à-dire que l'isolement de l'extrémité antérieure de l'épicarde d'avec le pharynx chez *Archiascidia*, est encore un caractère d'*Aplousobranchiata* évolué.

4) Ainsi que nous l'avons déjà dit, l'existence de deux paires de rangées de stigmates à la branchie ne peut être invoquée comme argument en faveur de l'ancestralité plus grande d'*Archiascidia*. C'est un stade postembryonnaire propre aux *Clavelinidae*, qui est bloqué chez *Archiascidia*. Or un arrêt de développement est une forme d'évolution.

Que ce soit un arrêt de développement, et non un caractère primitif, j'en vois la preuve dans deux faits :

1) d'abord l'existence d'un nombre réduit de rangées de stigmates uniquement chez des formes de Tuniciers toujours très évolués : *Polycitoridae*, *Polyclinidae*, *Didemnidae*, *Perophoridae*, *Botryllidae*, *Thaliaceae* ;

2) la réduction du nombre des rangées branchiales, s'accompagne d'une sorte de compensation respiratoire (la réduction de la taille de l'organisme ou la vie nageante pour les Thaliaceae [1]). Cette compensation existe certainement chez *Archiascidia*. Si les rangées stigmatiques restent au nombre de deux, par contre les stigmates sont très longs et leur nombre est très grand. Il en résulte que les rangées stigmatiques s'allongent considérablement. Or cet allongement des rangées stigmatiques ne se faisant pas corrélativement à une dilatation correspondante de la branchie, les rangées s'incurvent dans leur moitié dorsale, vers l'avant pour la rangée antérieure, vers l'arrière pour la rangée postérieure.

Ainsi la branchie d'*Archiascidia* primitivement semblable à celle de l'oozoïde jeune de *Clavelina* se spécialise considérablement dans les stades postembryonnaires.

En résumé, quoique essentiellement et morphologiquement un genre des *Clavelinidae*, l'*Archiascidia* par son embryologie et par tous ses caractères (le postabdomen écrasé, l'allongement de la région œsophagienne et épicaudique, la forme de la branchie) est une *Clavelinidae* aberrante et spécialisée. Il ne peut être question d'y voir la forme actuellement vivante la plus ancienne (*archi-ascidia*) mais un genre particulier et très évolué du groupe des *Clavelinidae*, sans autre intérêt phylogénétique.



## Auteurs cités.

1. BRIEN, Paul, 1929. — Notes sur le développement de l'épicarde des *Polyclinidae*. *An. Soc. R. zool. de Belgique*, tome LX.
  2. — 1933. — Régénération thoracique chez *Archiascidia neapolitana* (JULIN). *Bull. Biol. France et Belgique*, tome LXVII, fasc. 1.
  3. CAULLERY, M., 1896. — Contribution à l'étude des Ascidies composées. *Bull. Biol. de France et Belgique*, tome XXVII.
  4. JULIN, Ch., 1904. — Recherches sur la phylogénèse des Tuniciers. *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, LXXVI.
  5. — 1904. — Recherches sur la phylogénèse des Tuniciers (*Archiascidia neapolitana*, nov. gen. nov. sp.). *Mittheil. Zoolog. Station zu Neapel*. 16 band, 4 Heft.
  6. PARIDAENS, G., 1933. — A propos de la formation de l'organe cardiopéricardique des Tuniciers. *Recueil de l'Inst. zool. Torley-Rousseau*, tome IV, fasc. 2.
  7. SEELIGER, O., 1893-1911. — Tunicata. *Bronn's Tier Reichs*.
  8. VAN BENEDEN et JULIN, Ch., 1886. — Recherches sur la Morphologie des Tuniciers. *Arch. Biol.*, tome VI.
-